Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität.

III. Untersuchungen über das Vorkommen und die Entstehung des Holzstoffes in den Geweben der Pflanzen.

Von **Alfred Burgerstein,**

Assistent am pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Wiener Universität.

Bekanntlich hat zuerst Hugo v. Mohl nachgewiesen, dass die organische Grundsubstanz der Zellwände aller vegetabilischen Gewebe Cellulose ist, und dass die Verschiedenheit im chemischen Verhalten pflanzlicher Zellmembranen darin ihre Erklärung findet, dass neben der Cellulose verschiedene andere Stoffe in der Zellhaut vorkommen, welche die Cellulose-Reaction behindern [1].

Unter diesen Stoffen, welche theils als Infiltrationsproducte, theils als Producte chemischer Metamorphose der Zellwand in den vegetabilischen Geweben auftreten, hat wohl der Holz-

---

[1] Die Existenz solcher Stoffe war schon Gay-Lussac, Thénard und Prout bekannt. Ausführlichere Untersuchungen über diese Körper wurden von Payen angestellt. (Ann. d. sc. nat. 1839 u. 1840.) Derselbe kam zu dem Resultate, dass im Holze neben der Cellulose noch eine incrustirende Substanz (substance incrustante, matière incrustante, matière ligneuse) vorkommt, welcher reicher an Wasserstoff und Kohlenstoff als die Cellulose ist und selbst wieder aus einem Gemenge verschiedener chemischer Individuen bestehen soll. Payen hat auch (ohne die Methode hiefür anzugeben) die incrustirende Substanz (Holzsubstanz) isolirt, und für dieselbe die Formel: $C_{35}H_{24}O_{10}$ $(O = 8)$ bestimmt. Nach F. Schulze ist ihre Zusammensetzung $C_{38}H_{24}O_{20}$. Mulder (Physiol. Chemie I. pag. 209) berechnete für die incrustirende Substanz die Formel $C_{40}H_{46}O_{18}$, deren Richtigkeit übrigens von Schacht (Lehrb. d. Anat. I. p. 16) mit Recht bestritten wird.

stoff oder die sogenannte Holzsubstanz die grösste Verbreitung. Aus diesem Grunde. und weil sie in jenen Gewebselementen, welche die Leitung des Wasserstromes in der Pflanze zu besorgen haben, nicht nur niemals fehlt, sondern in relativ grosser Menge vorkömmt, verdient sie von Seite der Physiologen mehr Beachtung, als ihr bis jetzt geschenkt wurde. Man findet allerdings viele Angaben über verholzte und unverholzte Gewebe in der Literatur vor. Allein diese Angaben sind leider sehr unvollständig und zum Theile auch von geringer Brauchbarkeit, da mit Ausnahme einer Anzahl später anzuführender Fälle fast alle bisher über Verholzung erzielten Resultate aus negativen Ergebnissen gewonnen wurden.

Wie man nämlich einerseits in dem Falle, in welchem ein mit Jod und Schwefelsäure oder mit Chlorzinkjodlösung behandeltes Gewebe eine blaue oder violette Farbe annimmt, zu sagen berechtigt ist, dass man es hier mit reiner Cellulose zu thun habe, so zog man anderseits aus einer durch Anwendung derselben Reagentien sich ergebenden gelben Färbung einer Zellmembran in der Regel den Schluss, dass dieselbe verholzt sei. Ich habe mir die Überzeugung verschafft, dass allerdings die meisten Zellwände vegetabilischer Gewebe, welche bei Anwendung jener Reagentien, durch welche Cellulose blau gefärbt wird, gelb werden, in der That verholzt sind; allein ich habe mit Hilfe eines sogleich anzuführenden positiven Reagens auch Fälle beobachtet, in denen wohl das Erstere, nicht aber das Letztere der Fall ist. So färben sich, um nur ein Beispiel zu nennen, die spröden, für verholzt gehaltenen Gewebe mancher Pilze durch Jod und Schwefelsäure gelb und doch sind sie nicht verholzt. Dieses Reagens, welches schon seit mehreren Jahren bekannt ist, bisher aber verhältnissmässig selten angewendet wurde, und dessen ich mich zur directen Nachweisung des Holzstoffes in den Membranen vegetabilischer Gewebe bediente, ist das schwefelsaure Anilin [1].

Vor längerer Zeit hatte bereits Runge die Beobachtung gemacht, dass Fichtenholz von Anilinsalzen intensiv gelb gefärbt wird, und später hat Hofmann dieselbe Reaction auch

---

[1] $2C_6H_7N, SO_4H_2$.

mit den Salzen des Toluidin, Leukol, Sinnamin, Naphthalidin u. s. w. erzielt.

Schapringer[1] fand, wie zu erwarten war, dass nicht nur Fichtenholz, sondern auch andere Hölzer diese Reaction hervorrufen.

Wiesner hat den Gegenstand dadurch wesentlich gefördert, dass er im schwefelsauren Anilin einen Körper erkannte, mittelst dessen man in jedem vegetabilischen Gewebe den Holzstoff nachzuweisen im Stande ist, und somit dasselbe als Reagens auf Holzsubstanz in die Pflanzenanatomie eingeführt. Er sagt[2]: „Ich wende diesen Körper (Anilin) mit Schwefelsäure stark angesäuert als höchst charakteristisches Reagens auf Holzsubstanz an. Diese wird hiedurch intensiv gelb gefärbt.“ — An einer anderen Stelle[3]: „Wie ich schon früher zeigte, ist schwefelsaures Anilin ein ausgezeichnetes Erkennungsmittel für Holzsubstanz, welches selbst die Anwesenheit von sehr kleinen Quantitäten dieses Körpers erweist. Spuren dieses Körpers geben sich durch eine schwach gelbliche, grössere Mengen durch eine intensiv gelbe Farbe zu erkennen.“ In seinem Werke über die Rohstoffe des Pflanzenreiches[4] hat der genannte Forscher dieses Reagens bereits mit Consequenz zur Nachweisung des Holzstoffes in Anwendung gebracht.

Mit Benützung dieses Reagens habe ich die vegetabilischen Gewebe systematisch bezüglich des Vorkommens des Holzstoffes (Holzsubstanz) durchuntersucht, und vorliegende Arbeit bringt die Resultate meiner Beobachtungen.

Dass das schwefelsaure Anilin als Reagens auf Holzsubstanz zu betrachten ist, ergibt sich daraus, dass die Gelbfärbung in allen jenen Geweben hervorgerufen wird, welche diesen Körper nach Ausweis chemischer Untersuchungen enthalten. Lässt man auf diese Gewebe Reagentien einwirken, welche die Holzsubstanz weder lösen noch zerstören, so tritt die Reaction auf; wenn hingegen diese Gewebe mit kräftig oxydirenden Mitteln

---

[1] Wochenschrift des niederösterr. Gewerbe-Vereines XXVI. pag. 326.

[2] Karsten, botan. Unters. I. p. 120.

[3] Sitzungsber. der kais. Akad. Wien. LXII. Bd. Sep. Abdr. p. 32.

[4] Leipzig, 1873.

(z. B. Chromsäure, Schulze'sche Mischung etc.) oder anderen Körpern behandelt werden, welche die Holzsubstanz zerstören oder in Lösung bringen, so werden dieselben, nachdem man durch sorgfältiges Auswaschen die Chromsäure etc. beseitigt hat, durch schwefelsaures Anilin nicht mehr gelb gefärbt.

In Bezug auf Anwendung und Wirkungsweise des Reagens erlaube ich mir folgende Bemerkungen:

In der Regel legte ich das zu prüfende Gewebe in einen Tropfen destillirten Wassers, und liess dann einen Tropfen des concentrirten Reagens vom Rande des Deckglases aus zum Object fliessen. Nur bei sehr saftreichen Geweben empfahl es sich, selbe direct in die concentrirte Lösung des Reagens einzulegen.

Bringt man einen durch schwefelsaures Anilin gelb gefärbten Schnitt in Kali- oder Natronlösung oder in Ammoniak, so wird derselbe bei stark verholzten Geweben nur theilweise, in der Regel aber sogleich gänzlich entfärbt.

Behandelt man nun einen solchen durch schwefelsaures Anilin gelb gewordenen und durch ein Alkali entfärbten Schnitt, nachdem man ihn zuvor in einigen Tropfen destillirten Wassers gewaschen hat, mit einer Säure, z. B. mit Salzsäure, so tritt die gelbe Färbung sogleich wieder ein. Durch abermaliges Einlegen in Kali — Natronlösung oder Ammoniak verschwindet sie, um hierauf durch eine Säure wieder hervorgerufen zu werden. Offenbar wird hier durch das Alkali die durch Einwirkung des schwefelsauren Anilin entstandene Verbindung gelöst, durch Zusatz einer Säure wird das Alkali neutralisirt, und die früher gelb erscheinende Verbindung kommt wieder zum Vorschein.

Die Färbung, welche durch das schwefelsaure Anilin in verholzten Zellmembranen hervorgerufen wird, ist, wie schon bemerkt, stets eine gelbe; und zwar in der Regel eine goldgelbe. Die Quantität der Holzsubstanz, sowie die neben derselben in der Zellwand auftretenden Körper vermögen selbstverständlich die Farbe zu nuanciren.

Gewebe der Pilze und Flechten.

Über die Verholzung der Gewebe bei diesen Pflanzen finden sich mehrere Stellen in der Literatur vor.

Schacht sagt[1]: „Die Zellen der Pilze sowohl als der Flechten verholzen unter Umständen“. Ferner[2]: „Die Zellwand der meisten Pilze (*Peziza*, *Helvella*, *Tuber cibarium*, *Agaricus*, *Polyporus*, der Gährungspilz und viele Schimmelarten) bestehen wieder aus einem Zellstoff, den Jod und Schwefelsäure nicht blau färben, und welcher dennoch bei einigen Arten verholzt. (*Polyporus*)“. An einer dritten Stelle[3]: „Die Corticalschichte der Pilze und Flechten besteht aus demselben Filzgewebe, welches den Thallus bildet, die Zellen desselben sind in der Regel nur kürzer und inniger verschlungen, auch häufig, z. B. bei der Trüffel und dem Bovist, verholzt.

De Bary sagt in seiner Morphologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten[4]: „Die Membran älterer Zellen ist besonders bei den Pilzen von längerer Lebensdauer sehr oft gefärbt.... Die Färbung deutet ohne Zweifel eine Veränderung, eine Verholzung der ursprünglichen Cellulose an“.

Dippel bemerkt bezüglich der Pilzmembran[5]: „Ihre chemische Zusammensetzung bleibt noch zu erforschen. Nur in einzelnen Fällen hat man Zellstoff nachgewiesen. Ob da, wo diese Nachweisung nicht gelingt, eine besondere Modification des Zellstoffes oder eine ganz eigenthümliche chemische Verbindung als Zellhülle vorhanden ist, bleibt erst noch nachzuweisen, ebenso ob der bei anderen Pflanzenzellen nachgewiesene Verholzungsprocess eintritt....“

Sachs[6] bemerkt über die Asci der Pyrenomyceten: „Die Haut ist häufig dunkel gefärbt, aber selten, vielleicht niemals wirklich verholzt“.

Ich untersuchte die Gewebe zahlreicher Pilze, darunter *Saccharomyces cerevisiae*, *Mucor Mucedo*, *Aspergillus glaucus*, *Penicillium glaucum*, *Peziza acetabulum*, *Hypoxylon polymorphum*, *Trametes pini*, *Daedalea quercina*, *Agaricus corticalis*, *Polyporus lutescens*, *officinalis*, *versicolor*, *sulfureus*, *stereoides* u. s. f.

---

[1] Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. I. p. 156.

[2] L. c. I. p. 35,

[3] L. c. I. p. 267.

[4] p. 9.

[5] Dippel, das Mikroskop und seine Anwendung. II. p. 334.

[6] Lehrbuch der Botanik. 3. Aufl. p. 247.

Die Proben mit schwefelsaurem Anilin bestätigten in keinem einzigen Falle das Vorhandensein von Holzstoff. Nach den von mir angestellten einschlägigen Untersuchungen hat es den Anschein, als wenn jene Modification der Cellulose, welche von De Bary[1] als „Pilzcellulose" unterschieden wird, nicht die Fähigkeit hätte, zu verholzen.

Was den Nachweis der Verholzung im Gewebe der Flechten betrifft, so wurden behufs dessen ebenfalls zahlreiche Formen der Einwirkung des schwefelsauren Anilin ausgesetzt. Hiebei blieben die meisten Arten (*Cladonia deformis* und *rangiferina*, *Cetraria islandica*, *Endocarpon complicatum*, *Evernia prunastri*, *Peltigera canina*, *Pertusaria communis*, *Hagenia ciliaris* und viele Andere) vollkommen intact. Die Faserschichten, namentlich die Markschichten mancher Flechten wurden dagegen durch das Reagens in einem geringen Grade gelb gefärbt[2] und erwiesen sich sonach schwach verholzt; z. B. *Bryopogon ochroleucus*, *Cladonia furcata*, *gracilis* und *pyxidata*, *Imbricaria physodes*.

Gewebe der Algen.

Sachs bemerkt bezüglich der Zellhaut der Algen, dass in derselben Verholzung sehr selten, vielleicht niemals vorhanden ist[3]. Schacht sagt[4]: „Jod und Schwefelsäure färben den Zellstoff der Algen blau".

Ich untersuchte Algen aus den Gattungen: *Gloeocapsa*, *Scenedesmus*, *Spirogyra*, *Conferva*, *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Ulva*, *Fucus* und *Porphyra*, und konnte niemals eine Verholzung constatiren.

---

[1] L. c. p. 7.

[2] Worauf auch schon Wiesner (Rohstoffe, p. 30) aufmerksam machte.

[3] L. c. p. 214.

[4] L. c. I. p. 179.

Gewebe der Gefässpflanzen.

A. Hautgewebe.

In dieser Gewebegruppe tritt der Holzstoff selten auf.

Das Epithel, das Epiblem und die Epidermis verholzen nach der Angabe von Schacht[1] sehr selten, nach der von Dippel[2] niemals. Mir ist es, mit einer einzigen Ausnahme, bis jetzt nicht gelungen, mittelst des schwefelsauren Anilins die Reaction auf Holzstoff in diesen Geweben zu erhalten. Nur jenes Hautgewebe, welches die Samenflügel der Coniferen bildet, fand ich in den von mir untersuchten Fällen (*Pinus silvestris*, *rubra*, *uncinata*, *Abies excelsa*) mehr oder weniger verholzt.

Auf die so häufig auftretende Cuticula zeigte das schwefelsaure Anilin keine Wirkung. Die Membran der Spaltöffnungszellen fand ich (in Übereinstimmung mit Schacht[3]) stets unverholzt.

Für die Verholzung von Haaren lässt sich kein allgemeines Gesetz aufstellen, indem dieselben bei vielen Pflanzen nicht verholzt, bei anderen dagegen mehr oder weniger verholzt sind.

So bestehen bekanntlich die Zellmembranen der Samenhaare der *Gossypium*-Arten aus reiner Cellulose; die Haare der Bombaxwolle (Bombaceen) sind, wie schon Wiesner[4] fand, sehr schwach, vegetabilische Seide (Samenhaare von *Asclepias curassavica* L. und *A. volubilis* L.) stark verholzt. Manchmal finden sich bei nahestehenden Pflanzen Verschiedenheiten in der Verholzung der Haare; so sah ich beispielsweise die Zellwände der Stengelhaare bei *Lamium purpureum* sich durch schwefelsaures Anilin gelb färben, die von *Salvia pratensis* blieben ungefärbt. Bei zusammengesetzten, aus vielen Zellen bestehenden Haaren trat in der Regel der Fall ein, dass nur die unteren Zellen verholzt waren. Auch Drüsen können verholzt sein. So z. B. färbte sich die Membran der an den Staubfäden von *Lathraea squammaria* vorkommenden, meist dreizelligen Drüsen durch schwefelsaures Anilin intensiv gelb.

---

[1] L. c. I. p. 267, 268.

[2] L. c. II. p. 168, 169.

[3] L. c. I. p. 278.

[4] Die Rohstoffe des Pflanzenreiches p. 302.

Bezüglich der bekannten Brennesselhaare möchte ich noch folgende Bemerkung machen:

Schacht gibt nämlich an[1], dass sich der untere und mittlere Theil der Brennhaare von *Urtica dioica* nach Behandlung mit Jod und Schwefelsäure blau färbt, während das obere Drittel gelb wird, und bemerkt hiebei: „Ein in Ätzkali löslicher Stoff bedingt somit die Starrheit und die Zerbrechlichkeit der Spitze; ob diese Verbindung dem Holzstoff verwandt ist, lässt sich nicht entscheiden.“ Dass dieser fragliche Stoff nicht Holzstoff ist, hat das schwefelsaure Anilin gezeigt. Ob aber diese Substanz dem Holzstoffe nicht wenigstens verwandt sei, lässt sich allerdings schwer entscheiden.

Von Stacheln, welche nach Schacht[2] verholzte Auswüchse der Oberhaut sind, untersuchte ich blos jene mehrerer Rosen, und fand das sie zusammensetzende Gewebe in der That verholzt.

Was schliesslich das die Oberhaut verstärkende Collenchymgewebe betrifft, so hatte ich bei meinen microchemischen Untersuchungen selbstverständlich sehr oft Gelegenheit, sein Verhalten gegenüber dem schwefelsauren Anilin zu beobachten. So weit meine Untersuchungen reichen, habe ich dieses Gewebe stets unverholzt gefunden.

Wenn Dippel[3] angibt, dass Collenchymzellen nur in einzelnen Fällen, wie bei manchen Umbelliferen (*Angelica sylvestris* u. a.) verholzen, aber auch dann nie so vollständig, dass nicht nach längerer Einwirkung von Chlorzinkjodlösung oder von Jod und Schwefelsäure die Reaction auf Zellstoff deutlich hervortrete, so halte ich das Vorkommen selbst einer schwachen Verholzung für das Collenchym für sehr unwahrscheinlich. Denn bei sämmtlichen, ein Collenchym enthaltenden Pflanzen, die ich untersuchte, *Tilia, Corylus, Syringa, Cytisus, Carpinus, Acer, Sambucus, Viburnum, Urtica, Chenopodium, Cirsium, Solanum, Cucurbita, Mercurialis, Bryonia, Astragalus, Archangelica, Levisticum, Sium, Conium, Foeniculum, Coriandrum* etc., konnte ich

---

[1] L. c. I. p. 281.

[2] L. c. I. p. 266.

[3] L. c. II. p. 155.

durch schwefelsaures Anilin auch nicht eine Spur einer Gelbfärbung der Zellwände des in Rede stehenden Gewebes erzielen.

B. Gefässbündelgewebe.

Diese Gewebegruppe ist, sowohl was Häufigkeit des Vorkommens, als auch Menge des Auftretens der Holzsubstanz betrifft, der Hauptsitz derselben. Was zunächst die im Xylemtheil des Gefässbündels auftretenden Gefässe anbelangt, so zeigten sich dieselben mit sehr wenigen Ausnahmen mehr oder minder, in der Regel aber stark verholzt[1]. Unverholzte Gefässe fand ich in dem Stengel und in der Wurzel von verschiedenen Keimlingen in den ersten Tagen ihrer Entwicklung, ferner im Gefässbündel der Wurzel verschiedener *Lemna*-Arten.

Eine schwache Verholzung der Gefässe ergab das schwefelsaure Anilin bei den nicht unter Wasser stehenden Theilen aller von mir untersuchten Sumpf- und Wasserpflanzen[2], z. B. bei *Caltha palustris, Alisma Plantago, Sagittaria sagittaefolia, Myriophyllum vulgare, Iris Pseudacorus, Sparganium ramosum*[3].

Ebenso war dies der Fall bei manchen krautigen, insbesondere aber bei fleischigen, saftreichen Pflanzen, wie *Aloë, Escheveria, Rochea, Sedum, Sempervivum, Mesembryanthemum, Cereus speciosus. Opuntia,*

Bei weitem in den meisten Fällen wurden jedoch die Gefässe nach Zusatz des schwefelsauren Anilin in wenigen Augenblicken intensiv gelb gefärbt, und erwiesen sich somit als stark verholzt. Sämmtliche Holzpflanzen und zahlreiche krautige Gewächse (*Solanum, Dracaena, Hoja, Isatis, Urtica, Carex, Begonia, Plectrantus, Vinca, Phaseolus, Pisum, Chenopodium, Datura, Aspidium* etc.) zeigten diese Erscheinung.

---

[1] Sachs (l. c. p. 81) definirt die Gefässe als lange Reihen verholzter Zellen, deren Querwände durchbrochen sind.

[2] Auch Sachs gibt in seinem Lehrb. d. Botanik an, dass die Verholzung bei vielen Wasser- und Sumpfpflanzen im Xylemtheile sehr gering ist.

[3] In allen Theilen unverholzt fand ich das Gewebe bei *Isoëtes lacustris* L., *Vallisneria spiralis* L. und *Ouvirandra fenestralis* Poir.

Holzzellen fand ich immer mehr oder weniger verholzt[1]. Was die Holzzellen der Coniferen betrifft, über welche in jüngster Zeit von Sanio[2] umfassende Untersuchungen angestellt hat, so stimmen alle Forscher darin überein, dass die primäre Membran, sowie die secundären Verdickungsschichten derselben verholzt sind. Über das chemische Verhalten der tertiären Membran gehen jedoch die Ansichten auseinander. Nach Sachs, Schacht und Dippel soll dieselbe nicht verholzt sein, nach den Untersuchungen von Sanio (Bot. Ztg. 1860, p. 202; und Pringsheim Jahrbuch für wissensch. Bot. IX. p. 67—68) ist sie meist mehr oder weniger verholzt. Nach den Beobachtungen, welche ich mit schwefelsaurem Anilin (Sanio operirte mit Chlorzinkjodlösung) an den Holzzellen von *Pinus silvestris* und *Pinus Strobus* gemacht habe, glaube ich mich der Ansicht Sanio's anschliessen zu müssen. Denn bei den meisten Holzzellen wurden durch genanntes Reagens sämmtliche Schichten gelb gefärbt, und konnte ich bei mehreren, in Chlorzinkjodlösung eingelegten Schnitten nur an verhältnissmässig sehr wenigen Zellen eine violette Färbung der tertiären Membran wahrnehmen.

Betreffs des Holzparenchyms bemerkt Sanio,[3] dass die Membran desselben stets verholzt sei. Nach Dippel[4] ist die primäre Zellstoffhülle, sowie die secundären Verdickungsschichten immer verholzt, die tertiäre Verdickungsschichte dagegen gar nicht, oder doch minder vollständig als jene. — Bei jenen Holzgewächsen, welche ich in dieser Beziehung untersuchte (*Quercus*, *Fagus*, *Aesculus* u. A.), sah ich stets eine deutliche Gelbfärbung der Zellwände nach kurzer Einwirkung des schwefelsauren Anilins eintreten.

Die Zellen des Cambiums fand ich in allen Fällen unverholzt[5].

---

[1] Wiesner hat das Auftreten von Holzstoff in den Holzzellen der fleischigen Wurzeln der Runkelrübe constatirt. (Siehe dessen „Einleitung in die technische Mikroskopie" p. 105.)

[2] In Pringsheim Jahrb. f. wissensch. Bot. IX. p. 50—126.

[3] Vergl. Unters. etc. Bot. Ztg. 1863. p. 98.

[4] L. c. II. p. 239.

[5] Vgl. Schacht l. c. p. 308 u. 353.

Im Phloëmtheil des Gefässbündels sind als die wichtigsten Depositorien des Holzstoffes die Bastzellen anzuführen. Über diese Zellformen spricht Sachs [1]: „Zuweilen sind die Bastzellen kurz und bei starker Verdickung verholzt".

Schacht sagt [2]: „Die Bastzellen der Monocotyledonen sind mehr oder weniger verholzt. Ferner [3]: „Die Bastzellen der Dicotyledonen sind mehr oder weniger verdickte, langgestreckte, biegsame Zellen, welche in der Regel erst spät oder gar nicht verholzen".

Nachdem ich mit schwefelsaurem Anilin eine grosse Anzahl von Bastzellen untersucht hatte, kam ich zu folgendem Resultate. Es gibt

1. Bastzellen, deren Membranen in allen Schichten gleich stark verholzt sind, mit Ausnahme der sogenannten Mittellamelle, die stets am stärksten verholzt erscheint (ganz verholzte Bastzellen),
2. Bastzellen, bei welchen eine Verholzung in den primären und den älteren secundären Verdickungsschichten eingetreten ist, während die jüngeren secundären, sowie die tertiären Schichten unverholzt bleiben (partiell verholzte Bastzellen) und
3. Bastzellen, deren sämmtliche Schichten unverholzt sind. (unverholzte Bastzellen).

Unverholzte Bastzellen kommen nach Dippel [4] bei den Asclepiadeen und Apocyneen vor. Nach den bei *Vinca major* und *minor*, *Cynanchum Vincetoxicum* und *Asclepias* spc. gemachten Untersuchungen muss ich diese Angabe bestätigen. Ebenfalls unverholzt fand Wiesner [5] die Bastzellen bei *Boemehria nivea* Gaud. und *B. tenacissima* Gaud. (Chinagras und Ramiefaser) beim Lein und bei *Hibiscus cannabinus* L. Die Zahl verholzter Bastzellen ist aber gegenüber der unverholzter weitaus grösser.

[1] L. c. p. 104.
[2] L. c. I. p. 251.
[3] L. c. I. p. 245.
[4] L. c. II. p. 119 u. 247.
[5] Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. p. 302.

Eine grössere Anzahl derselben wurde von Wiesner[1] mittelst schwefelsauren Anilins constatirt.

Ich selbst habe mich bei zahlreichen Pflanzen von dem ausserordentlich häufigen Auftreten verholzter Bastzellen überzeugt (*Tilia, Acer, Corylus, Aesculus, Fagus, Platanus, Syringa, Cytisus, Carpinus, Viscum, Ligustrum, Viburnum, Vitis, Solanum, Salix, Staphylea, Adonis, Cirsium, Mercurialis, Plectrantus* u. s. f.). Die meisten dieser Bastzellen gehörten jener Gruppe an, die ich als „partiell verholzte Bastzellen" charakterisirte. Dippel[2] führt als Beispiele hiefür *Cytisus, Ficus, Urostigma, Acer* an. Ich habe solche theilweise verholzte Bastzellen insbesondere schön bei *Aesculus Hippocastanum, Cytisus Laburnum, Carpinus Betulus, Ligustrum vulgare* und *Acer campestre* gesehen.

Von Siebröhren, deren Wände nach Schacht[3] und Dippel[4] entweder gar nicht oder sehr schwach verholzen, prüfte ich jene von *Cucurbita, Bryonia, Mercurialis* und *Tilia*, wobei ich in den Membranen dieser Gewebselemente keine Verholzung nachweisen konnte.

Ich hatte auch häufig (bei Farren, Lycopodiaceen und vielen Phanerogamen) Gelegenheit, die Einwirkung des schwefelsauren Anilin auf die Gefässbündelscheide zu verfolgen und erschien dieselbe immer mehr oder weniger verholzt[5]. Bei dieser Gelegenheit muss ich noch folgende Bemerkung einschalten. Bekanntlich kommt in vielen krautigen Pflanzen, besonders bei jenen aus der Classe der Monocotyledonen, im Stengelparenchym ein Kreis prosenchymatischer Zellen vor, der von Dippel[6] als Verdickungsring bezeichnet wird, und der bald verholzt (*Aloë, Aspargus, Ruscus, Alpinia*), bald nicht verholzt sein soll. (*Dracaena, Yucca.*) Die Proben mit schwefelsaurem Anilin er-

---

[1] Beiträge zur Kenntniss der indischen Faserpflanzen nebst Beobachtungen über den feineren Bau der Bastzellen. Sitzungsber. d. kais. Acad. Wien. p. 171 ff.

[2] L. c. p. 120 u. 247.

[3] L. c. II. p. 53.

[4] L. c. II. p. 137.

[5] Wiesner fand die Gefässbündelscheide des Zuckerrohres verholzt. (Karsten, bot. Unters. I. p. 120.)

[6] L. c. p. 360.

gaben für diesen sogenannten Verdickungsring meist die charakteristische Gelbfärbung (bei *Iris*, *Echeveria*, *Begonia*, *Ruscus*, *Aspargus*); der bei *Dracaena* auftretende Verdickungsring erwies sich dagegen frei von Holzstoff.

C) Grundgewebe.

Eigentliche Parenchymzellen.

Nach Dippel[1] sind die schwach verdickten Markzellen nicht, die mässig verdickten *(Fraxinus, Fagus, Cytisus)* theilweise im älteren Zustande (mit Ausnahme der Porenschliesshaut) ganz verholzt. — Schacht[2] sagt: „Die Parenchymzellen des Markes sind in der Regel dünnwandig und porös, nicht selten aber auch in älteren Pflanzentheilen dickwandig und verholzt.

Ich fand, dass die Zellwände des Markparenchyms bei den meisten Holzgewächsen Verholzung eingehen *(Acer, Carpinus, Fagus, Tilia, Sambucus, Cytisus, Platanus, Corylus, Aesculus)*. Von einer Anzahl exotischer Hölzer, die ich untersuchen konnte, enthielten verholztes Mark: *Anona reticulata* L., *Hamelia chrysantha* Sw. *Amorpha fructicosa*, *Coffea arabica* L., *Drimys chilensis*, *Jacksonia lucida*, *Parkinsonia spinosa*, *Tournefortia glabrata* und *Trichanthera gigantea*.

Von krautigen Pflanzen zeigten ebenfalls viele eine Verholzung im Marke (*Linum*, *Isatis*, *Cannabis* und viele Andere.) — Nicht verholztes Mark enthielten junge Triebe von *Cornus mas*, *Syringa*, *Sambucus*, *Ligustrum*, *Viscum*, ferner *Cirsium canum*, *Vinca major*, *Orchis latifolia*, *Mercurialis perennis* u. A.

Häufig kommt der Fall vor, dass die peripherischen, also am Xylemtheil des Gefässbündels liegenden Markzellen verholzt sind, die central gelegenen dagegen unverholzt bleiben *(Cannabis, Linum)*; seltener (z. B. *Urtica dioica*) sind verholzte Markzellen ganz unregelmässig zwischen unverholzten zerstreut.

Was bezüglich der Verholzung der Zellmembranen vom Marke gesagt wurde, gilt im Wesentlichen auch für die Markstrahlzellen, deren Wände bei den meisten Holzpflanzen verholzt sind. (*Pinus*, *Abies*, *Quercus*, *Fagus*, *Coffea* und viele andere

---

[1] L. c. p. 143.

[2] L. c. II. p. 51.

Pflanzen zeigten nach Einwirkung des schwefelsauren Anilin die Gelbfärbung der Markstrahlzellwände.)

Nicht verholzte Markstrahlen finden sich nach Dippel[1] bei *Cycas* und *Dion*, nach Schacht[2] bei *Cycas*, *Opuntia Ficus indica* und *Astragalus verus* vor. Für *Opuntia Ficus indica*, welche ich von den genannten Pflanzen untersuchen konnte, muss ich dies bestätigen.

Das im Stengel krautiger Pflanzen bekanntlich in grosser Menge auftretende parenchymatische Grundgewebe blieb im schwefelsauren Anilin meistens ungefärbt (z. B. bei *Cucurbita*, *Echeveria*, *Lathraea*, *Saxifraga*, *Begonia*, *Carex*, *Cereus* etc). Dagegen trat insbesondere bei Farnen, Equisten und Gramineen in den peripherischen Partien meist eine Gelbfärbung desselben ein.

Auf die Zellwände des Blattparenchyms zeigte das schwefelsaure Anilin keine Wirkung.

Sklerenchymzellen[3].

Ganz allgemein habe ich Sklerenchymzellen in sämmtlichen Verdickungsschichten ausserordentlich stark verholzt vorgefunden. Aus einer grossen Reihe dieser Zellformen, die ich mit schwefelsaurem Anilin untersuchte, will ich hervorheben: die Sklerenchymzellen aus der Rinde von *Larix*, *Fagus*, *Cytisus*, *Carpinus*, *Quercus*, *Viburnum*, *Cinchona*; die in der Rinde und im Marke von *Salisburia* und *Hoja*, ferner im Stengel von *Langsdorffia hypogaea* vorkommenden sklerenchymatischen Elemente; die die Samenschalen der Amygdaleen und Juglandeen aufbauenden Zellen; die bekannten, in den Birnen vorkommenden sklerenchymatischen Concretionen, die Sklerenchymzellen, welche vereinzelt im Kork auftreten etc.

---

[1] L. c. p. 274.

[2] L. c. II. p. 52.

[3] Die von Schacht und Dippel für diese Zellform gebrauchte Bezeichnung „verholztes Parenchym" halte ich nicht für glücklich gewählt und schliesse ich mich dem von J. Sachs adoptirten Namen (Sklerenchym) an.

Erstes Auftreten des Holzstoffes.

Um zu erfahren, in welchem Entwicklungsstadium der Gewebe der Holzstoff in der Zellmembran auftritt, liess ich verschiedene Samen keimen, und untersuchte von Tag zu Tag die sich entwickelnden Pflänzchen[1]. Ich kam hiebei zu dem Resultate, dass der Holzstoff stets zuerst in den Gefässwänden[2] und zwar überraschend früh auftritt, wie die folgende Versuchsreihe zeigt:

Name der Versuchspflanze	Untersuchtes Organ	Beginn der Verholzung der Gefässe[3]	Länge des Organes
Triticum vulgare . . .	Nebenwurzeln	am 3. Tage	5 Mm.
Hordeum vulgare . . .	„	„ 3. „	7 „
Avena sativa	„	„ 5. „	22 „
Cannabis sativa	Wurzel	„ 2. „	13 „
	hypocotyles Stengelglied	„ 2. „	18 „
Linum usitatissimum .	Wurzel	„ 3. „	15 „
	hypocotyles Stengelglied	„ 3. „	15 „
Ervum Lens	Wurzel	„ 3. „	20 „
	Nebenwurzel	„ 2. „	10 „
	hypocotyles Stengelglied	„ 3. „	10 „
Pisum sativum	Wurzel	„ 3. „	7 „
	Nebenwurzel	„ 3. „	6 „
	hypocotyles Stengelglied	„ 2. „	8 „
Vicia faba	Wurzel	„ 4. „	12 „
Pinus silvestris	hypocotyles Stengelglied	„ 10. „	10 „

[1] Die Samen wurden vor der Aussaat durch 24 Stunden in Wasser geweicht. Die Keimlinge entwickelten sich im Dunklen auf nassem Löschpapier.

[2] Übereinstimmend mit den Untersuchungen von H. v. Mohl (Bot. Ztg. 1862, p. 314) und K. Sanio (Bot. Ztg. 1863; p. 126), nach deren Untersuchungen die Gefässe von allen Elementarorganen des Holzes zuerst verholzen. — Siehe auch Dippel, l. c. II. p. 244.

[3] Vom Tage des Sichtbarwerdens des betreffenden Organes an gerechnet.

Name der Versuchspflanze	Untersuchtes Organ	Eintritt einer deutlichen Verholzung der Gefässe	Länge des Organes
Triticum vulgare ...	Nebenwurzel	am 5. Tage	12 Mm.
Hordeum vulgare ...	"	" 6. "	12 "
Avena sativa	"	" 6. "	23 "
Cannabis sativa	Wurzel	" 4. "	35 "
	hypocotyles Stengelglied	" 3. "	40 "
Linum usitatissimum	Wurzel	" 5. "	30 "
	hypocotyles Stengelglied	" 3. "	25 "
Ervum Lens	Wurzel	" 4. "	24 "
	Nebenwurzel	" 3. "	20 "
	hypocotyles Stengelglied	" 4. "	12 "
Pisum sativum	Wurzel	" 4. "	12 "
	Nebenwurzel	" 5. "	15 "
	hypocotyles Stengelglied	" 4. "	17 "
Vicia faba	Wurzel	" 5. "	12 "
Pinus silvestris	hypocotyles Stengelglied	" 16. "	15 "
Abies excelsa	hypocotyles Stengelglied	" 14. "	16 "

Aus den vorliegenden Zahlen ergibt sich nun auch, dass der Verholzungsprocess nicht nur sehr frühe beginnt, sondern auch sehr rasch vorschreitet.

In welchem Grade die Verholzung mit dem Alter des Gefässes zunimmt, hievon konnte ich mich leicht überzeugen. Indem ich z. B. die Wurzel eines etwa 8 Tage alten Hafer- oder Gerstenkeimlinges zerquetschte, die Gefässbündel hierauf isolirte und in schwefelsaures Anilin eingelegt unter das Mikroskop brachte, sah ich, dass der oberste, respective älteste Theil des Gefässbündels sich am stärksten gelb färbte, und dass diese Färbung gegen die Mitte allmälig abnahm, um im untersten Theile zu verschwinden.

Um zu erfahren, in welcher Weise sich in Bezug auf den Beginn der Verholzung die Membranen der andern Gewebselemente

verhalten, untersuchte ich junge Triebe mehrerer Holz- und einiger krautiger Pflanzen *(Cytisus, Salix, Ribes, Acer)* und kann nach Beobachtung zahlreicher, durch die betreffenden Triebe von der Vegetationsspitze bis zu ihrem Ursprung gemachter und mit schwefelsaurem Anilin behandelter Schnitte im Allgemeinen Folgendes resumiren: Zuerst und zwar ausserordentlich früh verholzen die Gefässe. Hierauf die Holzzellen und das Holzparenchym, sehr bald darauf die Bastzellen, und relativ spät beginnt die Verholzung im Marke. Eine Ausnahme von dieser Reihenfolge zeigen Pflanzen aus den Familien der Urticaceen Cannabineen, Lineen und Apocyneen. Sie besteht darin, dass bei diesen Gewächsen die Bastzellen trotz starker Verdickung ausserordentlich spät zu verholzen beginnen, wobei nur verhältnissmässig wenige Zellmembranen die Umwandlung in Holzstoff erfahren. Während die Gefässe eines etwa fünf Tage alten Lein- oder Hanfpflänzchens schon stark verholzt sind, blieben die Bastzellen eines 40 Ctm. langen, eben blühenden Leines, sowie die eines über 70 Ctm. messenden Hanfstengels durch schwefelsaures Anilin ungefärbt. (Mit Chorzinkjodlösung färbten sich die sehr verdichteten Membranen derselben schön blau.) — Erst bei einem im Juli d. J. untersuchten, bereits reife Früchte tragenden Exemplare von *Linum usitatissimum,* sowie im untersten Theile einer über einen Meter langen Hanfpflanze sah ich neben zahlreichen unverholzt gebliebenen Bastzellen einzelne auftreten, in deren Membranen das schwefelsaure Anilin eine Gelbfärbung hervorrief.

Es wird heute, nachdem man die Ansicht Payen's, der sich die incrustirenden Substanzen an die Zellstoffschichten angelagert dachte, längst verlassen hat, wohl allgemein angenommen [1], dass man es in der Holzsubstanz mit einem Producte der chemischen Metamorphose der Zellwand, und nicht mit einem Infiltrationsproducte zu thun habe. Da es mir mit Anwendung des schwefelsauren Anilins niemals

---

[1] Sachs, l. c. p. 21. Schacht, l. c. I. p. 13 u. p. 29. Sanio „Über den Holzstoff" Bot. Ztg. 1860, p. 202. Dippel, l. c. II. p. 96.

gelungen ist, im Inhalte einer Zelle Holzstoff nachzuweisen, so muss ich dieser Anschauung beipflichten.

Freilich bleibt es noch fraglich, ob die Holzsubstanz ein einfaches Spaltungsproduct der Cellulose ist, oder ob nicht zur Entstehung des Holzstoffes aus der Cellulose auf letztere chemische Individuen einwirken müssen, welche im Zellinhalte auftreten. Dieses bleibt um so mehr fraglich, als ich eine Verholzung niemals an Geweben constatiren konnte, welche keinen Zellsaft mehr führten.

Schliesslich erlaube ich mir zu bemerken, dass ich über die physiologische Bedeutung des Holzstoffes noch keine eingehenderen Versuche angestellt habe. Allein es lässt sich schon im Vorhinein vermuthen, und einige diesbezügliche Versuche, welche ich hierüber anstellte, scheinen dieses auch zu bestätigen, dass die Holzsubstanz zur rascheren Leitung des Wassers durch die Wände der Zellgewebe wesentlich beiträgt.

Mit eingehenderen Untersuchungen über die physiologische Bedeutung des Holzstoffes gedenke ich nächstens zu beginnen.
